

Биология развития и жизненные формы древесных растений (4 часа)

Часть 1

1. Основные жизненные формы древесных растений
2. Основные этапы онтогенеза древесных растений
3. Фенологическое развитие древесных растений

Часть 2

4. Понятие об интродукции и акклиматизация древесных растений
5. Отношение деревьев и кустарников к внешним условиям

1 Основные жизненные формы (биомоформы) древесных растений, их классификация

Термин «жизненная форма растений» впервые предложил датский ботаник Евгений Варминг в 1884 г. Этот термин означает форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни.

Иван Григорьевич Серебряков (1962) понимает жизненную форму как своеобразный исторически сложившийся в определенных условиях внешней среды габитус (внешний облик) групп растений, возникающих в онтогенезе в результате роста и развития,* как выражение приспособленности к условиям среды. По И.Г. Серебрякову, все жизненные формы деревянистых растений относятся к двум отделам:

- древесные (деревья, кустарники, кустарнички, древовидные и кустарниковые лианы, растения-подушки);
- полудревесные растения (полукустарники, полукустарнички, полукустарниковые и полукустарничковые лианы).

Таким образом, дендрология изучает не только древесные растения, а частично и полудревесные — полукустарники и полукустарниковые лианы.

Древесная флора земного шара насчитывает более 40 тысяч видов растений, большинство из которых распространены в тропическом и субтропическом поясах.

Для упрощения знакомства со всем многообразием арборифлоры была проведена систематизация растений.

Наиболее полная система разработана Карлом Линнеем, который в 1758 г. изложил ее в книге «Виды растений». Основная единица Линнеевской системы — вид — принята и в настоящее время. Современная систематика относит все разнообразие высших цветковых растений более чем к 150 тысячам видов.

Вид — это исторически сложившаяся в процессе эволюции совокупность организмов, имеющих общее место произрастания, свободно скрещивающихся между собой и обладающих сходными морфологическими признаками, а также биологическими и экологическими особенностями. Виды, в свою очередь, входят в более крупные систематические единицы: семейство, класс, отдел, группу.

Все растения разделяются на две группы: низшие и высшие. Высшие подразделяются на шесть отделов, из которых голосеменные и покрытосеменные включают все древесные растения. При ботаническом описании каждое растение дается под двумя названиями по так называемой бинарной номенклатуре. Вначале идет родовое название, а затем видовое, определяющее особые качества этого растения. Например, сосна обыкновенная. В случае, когда название растения приведено по-латыни, то за

вторым видовым словом идет фамилия ученого, впервые описавшего этот вид. Фамилия его может быть сокращена до нескольких или до одной буквы.

Каждое отдельное растение того или иного вида в процессе роста и развития и под влиянием условий среды приобретает ряд признаков, отличающих его от других растений того же вида. Эти признаки могут иметь как наследственный характер, так и не наследственный. В первом случае это генетическая, а во втором — фенотипическая изменчивость. Так, в густых насаждениях деревья образуют узкую крону, но их потомство, выращиваемое в разреженных насаждениях, образует крону, характерную для данного вида. В то же время ряд видов древесных пород, для которых характерна широкая крона, образуют экземпляры с узкой кроной, и в их потомстве отдельные деревья вырастают также с узкой кроной.

Наследственное изменение внешних признаков может проявляться в различии формы и окраски листьев, сроков цветения и плодоношения, размеров плодов и цветков, устойчивости к неблагоприятным факторам среды, болезням и т. п. По этим отличиям виды разделяют на разновидности, формы и сорта. Так, у дуба черешчатого, для которого характерна широкая раскидистая крона, встречаются формы с пирамидальной, плакучей и шаровидной кроной.

Многие формы древесных растений по декоративности значительно превосходят растения, характерные для данного вида. Однако в потомстве той или иной формы характерные признаки наследуются обычно очень небольшим количеством экземпляров. По этой причине формы и сорта древесных пород обычно размножают прививкой или черенкованием. Название разновидности, формы или сорта при их описании приводится сразу же после названия вида. Например, тополь черный, форма пирамидальная.

Древесные породы классифицируют также по особенностям их строения, отношению к условиям произрастания и другим признакам.

По характеру развития ствола (стебля) древесные растения подразделяют на деревья, кустарники, полукустарники, кустарнички, лианы.

Деревья представляют собой крупные растения с многолетним деревянистым главным стеблем, который нарастает в высоту своей вершиной, то есть они имеют один ясно выраженный ствол и более долговечны.

Кустарники отличаются от дерева тем, что ветвление у них начинается от основания стебля (ствола) и найти в дальнейшем главный стебель трудно. Нет у кустарника четкого выделения кроны, как у дерева.

Кустарнички — низкорослые деревянистые растения, едва достигающие 0,5 м высоты. К ним относятся лесные и болотные ягодные растения: брусника, голубика, клюква и т. д.

Полукустарники — многолетние растения, у которых стебли к концу вегетационного периода деревенеют только в нижней части, а верхушки побегов остаются травянистыми и к зиме засыхают, то есть они имеют только частично одревесневшие стебли (в нижней части).

Лианы — деревянистые растения большей частью с тонким стеблем, стелющимся обычно по земле, или поднимающимся вверх по другим растениям при помощи прицепков, усиков и других морфологических приспособлений, или обвивающимся вокруг растения-опоры (актинидия, лимонник китайский, виноград и др.).

2 Основные этапы онтогенеза древесных растений

Под жизненным, или общим, циклом развития растений понимают их онтогенез — индивидуальное развитие растения от его возникновения из оплодотворенной яйцеклетки или вегетативной почки до естественной смерти. Как процесс, онтогенез состоит из ряда последовательно наступающих возрастных периодов, или этапов: эмбрионального, ювенильного, виргинильного, генеративного и старости.

Эмбриональный этап начинается еще на материнском растении с образования зиготы — оплодотворенной яйцеклетки. В результате процессов деления, роста и дифференциации клеток из зиготы образуется зародыш семени. Для него характерен гетеротрофный способ питания.

Ювенильный этап начинается с прорастания семени, что означает не только закрепление нового растительного организма в определенном месте фитогеосферы (растительного покрова Земли), но и переход его к автотрофному способу питания.

Активные процессы деления и роста клеток конуса нарастания зародышевой почечки приводят к появлению осевого облиственного побега, листья которого, как правило, в той или иной мере отличаются (морфологически и анатомически) от листьев взрослых особей. Например, у взрослых деревьев сосны обыкновенной хвоя расположена на укороченных побегах пучками по две хвоинки, а у кедра сибирского — по пять хвоинок в пучке. Ювенильная хвоя этих древесных пород имеет одиночное спиральное расположение. На взрослых деревьях ясеня листья непарноперисто-сложные, а ювенильные — простые, и т. д. До тех пор пока растение образует ювенильные листья, оно находится на ювенильном, или младенческом, этапе онтогенеза.

Виргинильный этап — переход растения к образованию фотосинтезирующих органов, типичных для взрослого растения. Так как на этом этапе растения обладают очень сильным вегетативным ростом (т. е. ростом вегетативных органов), но не способны к образованию генеративных органов, виргинильный этап нередко называют фазой роста и девственным периодом.

Генеративный этап характеризуется способностью растений к образованию помимо вегетативных органов также генеративных: микро- и макростробилов (т. е. мужских колосков и женских шишечек) у голосеменных, цветков — у покрытосеменных, с последующим образованием в результате опыления и оплодотворения шишек (голосеменные), плодов (покрытосеменные) и семян. Приобретение

древесным растением способности к формированию генеративных органов означает вступление его в возраст половой зрелости, или возмужалости. У древесных растений разных биологических групп этот возраст различен. Так, кедр сибирский в лесных условиях вступает в генеративный этап онтогенеза только с 50—70 лет, а такие полукустарники, как лаванда и иссоп, способны цвести и плодоносить уже на первом году жизни. Среди древесных и полудревесных растений преобладают виды, которые, вступив в возраст половой зрелости, могут цвести и плодоносить многократно, до глубокой старости. Это поликарпические растения. Но есть и монокарпические, способные цвести и плодоносить только один раз в жизни (разные виды бамбука).

Генеративный этап в онтогенезе семяносающего растения одновременно является эмбриональным этапом для растений его семенного потомства.

Этап старости, или старения, характеризуется ослаблением вегетативного роста, затуханием генеративных процессов, снижением репродуктивной способности растений, их устойчивости к поражающему воздействию насекомых-вредителей и болезней. Завершается этот этап гибелью растения. У поликарпических древесных пород этап старения нередко оказывается очень длительным, так как наряду со старением и отмиранием отдельных побегов в кроне происходит образование новых побегов за счет пробуждения спящих почек. Продлению жизни особи также способствует развитие корневой и стволовой поросли.

Процессы старения и естественного отмирания — нормальное завершение тех качественных сдвигов в обмене веществ, через которые проходит растительный организм в онтогенезе.

3 Фенологические фазы древесных растений

Под фенологическим развитием растений понимают закономерное чередование и ежегодное повторение одних и тех же фенологических циклов (вегетации и покоя, роста побегов и его прекращения, цветения, созревания плодов и семян и др.), а в пределах циклов — последовательный ход наступления и прохождения фенологических фаз роста и развития. Фенологическая фаза (фенофаза) — это такой этап в годичном цикле развития растения в целом или его отдельных органов, который характеризуется четко выраженными внешними морфологическими изменениями (появлением всходов, распусканием семядолей, набуханием и распусканием почек, разворачиванием листьев, началом и окончанием роста побегов, цветением и созреванием плодов, осенним расцветчиванием и опаданием листьев и др.). Календарное время наступления той или иной фенофазы называют фенодатой, а временной интервал между определенными фенодатами составляет межфазный период, или фенологический цикл (лаг).

В основе фенологического развития растений лежит наследственно закрепленная ритмичность и периодичность физиологических процессов, получившая название биологических, или физиологических, часов. Однако динамика наступления фенофаз, сроки начала, окончания и продолжительность фенологических циклов у растений находятся под постоянным и мощным воздействием сезонных изменений географической среды (природы) и прежде всего сезонности климатических условий (закономерного чередования на Земле сезонов с различной продолжительностью дня и ночи, теплых и холодных, дождливых и сухих), приспосабливаясь к которым растения существенно изменяют ритмику процессов роста и развития, свое фенологическое состояние. В теплые или дождливые сезоны растения вегетируют, в холодные или сухие впадают в покой. Под влиянием сезонных изменений погодных условий у растений резко изменяется динамика их ростовых процессов. Поэтому фенологическое развитие растений понимают как их сезонное развитие.

Велико значение фенологических наблюдений и в практике озеленения городов и населенных мест. Изучение динамики сезонного развития растений необходимо при подборе их для озеленения, для оценки эстетических и санитарно-гигиенических свойств растений, при разработке и проведении мероприятий, обеспечивающих повышение биологической устойчивости городских зеленых насаждений, их защиту от вредителей и болезней. Материалы фенологических наблюдений используют при составлении календарей цветения растений, созревания и сбора плодов и семян, при установлении оптимальных сроков посева и посадки.

4 Понятие об интродукции и акклиматизация древесных растений за пределами их естественного ареала

В мире насчитывается более 40 тыс. видов древесных растений, из них в России всего лишь восьмая часть. Ботанические сады занимаются введением в культуру естественно-исторических районов растений, ранее в них не произраставших, или переносом их в культуру из местной природы. Целенаправленная работа по введению в культуру новых видов, форм и сортов за пределы естественных ареалов или продвижению в новые районы носит название интродукции.

Испытание растений — многолетний труд. Только после 12 лет наблюдений ученый может дать заключительную оценку перспективности использования растения в данной зоне. Попытка выращивать растения путем простого переноса из теплого и влажного климата в более суровые местные условия без учета смены типа почв зачастую приводит к гибели растений. Вместе с тем, ботанические сады ежегодно рекомендуют новые виды растений для озеленения. Декоративные свойства древесных растений зависят от многих морфологических данных, а также соответствия физиологических процессов условиям окружающей среды. Растение может быть более декоративно, если присутствует игра красок, оригинальность

форм листьев, цветков и т.д. Безусловно, декоративное растение должно быть здоровым. Современная систематика растений относит все их разнообразие к более чем 150 тыс. видов.

Сорта древесных растений (деревьев и кустарников), испытанные в данных климатических условиях и выдерживающие их, считаются районированными в данной местности.

Древесная и кустарниковая флора многих регионов страны, особенно городов, состоит из привезенных из других мест видов растений, называемых интродуцентами, или экзотами, в отличие от местных видов — аборигенов, или автохтонов.

Интродукция осуществляется молодыми растениями, черенками, семенами. Считается, что семенной способ разведения наиболее эффективен, так как обеспечивает лучшую адаптацию интродуцентов к новым условиям внешней среды, поскольку влияние ее начинает проявляться на растение на самых ранних этапах онтогенеза. При интродукции человек имеет дело не с видом, популяцией, даже сортом, а с отдельными особями, представителями этих систематических групп. Наиболее адекватно сохраняются и передаются признаки материнских особей при вегетативном размножении (черенками, отводками, прививкой), в меньшей степени — при семенном размножении.

Особенно широко используются экзоты в практике лесопаркового хозяйства. В городских насаждениях России суммарный состав древесных экзотов превышает 350—400 видов; с учетом декоративных форм, сортов, культиваров эту цифру практически можно удвоить.

В городском лесопарковом хозяйстве интродуценты явно доминируют над древесными породами местной флоры (аборигенными видами). Это объясняется тем, что в условиях урбанизированной среды они во многих случаях более устойчивы и долговечны, чем аборигенные виды; их использование существенно повышает эстетические, санитарно-гигиенические свойства посадок, способствует сокращению затрат на выращивание посадочного материала, содержание городских зеленых насаждений.

Не менее широко древесные экзоты используются в сельском хозяйстве, плодоводстве и других отраслях народного хозяйства.

Интродукция древесных пород не всегда успешна и удается только в тех случаях, когда новые условия среды, в которые попадает интродуцент, в достаточной мере соответствуют биологическим особенностям и экологическим свойствам растения. При резком несоответствии условий среды и требований интродуцента растения постоянно испытывают стресс, плохо растут или же погибают, так как оказываются неспособными к акклиматизации. Особый размах интродукция приобрела в последние годы в связи с резким увеличением в городах и пригородных зонах индивидуального строительства.

Акклиматизация — это процесс приспособления растений к климату, отличному от климата их родины. Изменения, которые происходят в результате данного процесса могут быть фенотипическими

(ненаследственными), происходящими в онтогенезе на уровне отдельных особей, и генотипическими (наследственными), реализуемыми через цепь последующих поколений интродукционных популяций на основе жесткого естественного отбора.

5 Отношение деревьев и кустарников к внешним условиям

По отношению к теплу древесные растения классифицируются следующим образом;

1. Вполне холодостойкие, совершенно не повреждающиеся низкими зимними температурами, переносящие морозы до $-45...-50^{\circ}\text{C}$, а некоторые и ниже; не повреждающиеся поздними весенними заморозками — лиственница сибирская, лиственница даурская, сосна обыкновенная, сосна сибирская, ель сибирская, можжевельник обыкновенный, тополь дрожащий, береза пушистая, береза повислая, ольха серая, рябина сибирская, ива козья, тополь душистый.

2. Холодостойкие, переносящие суровые зимы, но повреждающиеся очень сильными морозами (ниже -40°C). У одних повреждается хвоя, у других — покоящиеся почки. Некоторые виды этой группы повреждаются поздневесенними заморозками. В эту группу входят пихта сибирская, липа сибирская, ильмовые, клен остролистный, тополь черный, тополь белый.

3. Сравнительно теплолюбивые, с более длинным вегетационным периодом, вследствие чего однолетние побеги не всегда успевают одревеснеть и побиваются морозами частично или полностью; все растения сильно повреждаются при очень низкой зимней температуре; многие из них повреждаются поздневесенними заморозками. Например, бархат амурский, орех маньчжурский, бересклет.

4. Теплолюбивые, с еще более длительным вегетационным периодом, побеги их часто не вызревают и погибают от мороза. В сильные продолжительные морозы у таких растений погибает полностью надземная часть, и возобновление ее происходит от спящих почек у шейки корня (тополь пирамидальный, каштан конский, орех грецкий).

5. Очень теплолюбивые, которые совершенно не переносят или плохо переносят продолжительные морозы до $-10...-15^{\circ}\text{C}$. При такой температуре в продолжение нескольких дней они или совершенно погибают, или сильно повреждаются (кедр настоящий, эвкалипт, цитрусовые).

По отношению к влаге все древесные растения делятся на три основные группы:

1. Гигрофиты — растения влажных местообитаний. Нормально развиваются в условиях избыточной влажности. Растения требовательные к воде. В эту группу входят многие виды ив, тополя, ольха.

2. Мезофиты — хорошо растущие при достаточном увлажнении, но страдающие от избытка или недостатка влаги, то есть среднетребовательные растения. При продолжительной сухости воздуха и почвы у них наступает

частичный вынужденный листопад (когда часть листьев, до 50%, желтеет и опадает). К ним относятся береза, липа мелколистная.

3. Ксерофиты — нормально развивающиеся в засушливых условиях, нетребовательные к воде, им достаточно небольшого количества влаги в почве и в воздухе. У некоторых из них листья или очень малы, или превратились в чешуйки (тамарикс). Растения, обитающие в условиях с постоянным сезонным дефицитом влаги (сосна обыкновенная, лох узколистный, ель колючая).

Различные растения для нормального роста требуют различной степени освещенности. Одни породы могут расти под пологом леса, другим необходимо солнце.

По степени светолюбия древесные растения подразделяются на следующие группы:

1. Светолюбивые — растения, произрастающие на открытых местах и не выносящие длительного затенения. Для них характерны листья с мелкоклеточной паренхимой, большим числом устьиц и высоким содержанием хлорофилла на единицу поверхности листа. В эту группу входят лиственница, сосна обыкновенная, береза, вяз перистоветвистый, лох узколистный, тополь (белый, черный, бальзамический), ива белая.

2. Породы среднего светолюбия — можжевельник, яблоня, вяз гладкий, клен ясенелистный, орех маньчжурский, боярышник, смородина золотая, жимолость татарская, ирга, спирея.

3. Теневыносливые — растения, которые на полном свете растут лучше, но могут выносить и затенение. У них хвоя и листья более темные, кроны густые, меньше пропускают света, хвоя живет 5-9 лет (у светолюбивых 1-3 года), нижние сучья долго остаются живыми, стволы медленно очищаются от сучьев, отмирание угнетенных деревьев происходит медленнее. По степени увеличения теневыносливости хвойные породы располагаются в следующем порядке: ель, сосна сибирская, пихта; лиственные породы: клен, липа, кустарники подлеска.

Светолюбие растений, как и другие экологические свойства, не есть величина постоянная для конкретного вида: меняется с возрастом. Всходы обычно более теневыносливы, чем взрослые деревья. На бедных почвах растения более светолюбивы, чем на плодородных. Важен и световой режим в течение суток. При интродукции растений из районов с коротким летним днем в места с длинным днем последние развиваются ненормально, не прекращают роста до осенних холодов и погибают от морозов.

По отношению к почве, пользуясь шкалой П. С. Погребняка, древесные породы можно расположить следующим образом:

1) древесные и кустарниковые породы богатых почв — ель, пихта, орех (грецкий, черный), дуб (черешчатый, красный), вяз гладкий, ильм, ольха черная, тополь (черный, бальзамический), ивы древовидные, граб, бук, каштан конский, ясень обыкновенный, клен (остролистный, явор, полевой, ясенелистный), липа, береза, бузина;

2) древесные и кустарниковые породы бедных почв: сосна обыкновенная, можжевельники, вяз перистоветвистый, смородина золотая, карагана древовидная и др.

По отношению к почвенному засолению растения делят обычно на две группы: галофиты (растения, естественно произрастающие на засоленных почвах) и гликофиты (растения пресных местообитаний). Значительной устойчивостью к почвенному засолению отличаются такие древесные растения, как лох узколистный, ива белая, вяз перистоветвистый, смородина золотая, жимолость татарская.

Большое значение для жизни растений имеет кислород для обеспечения дыхания и углекислый газ для образования в листьях органического вещества, то есть для фотосинтеза. В воздухе городов содержится много вредных примесей. Газоустойчивые породы — клен ясенелистный, сирень, жимолость, можжевельник (виргинский, казацкий), карагана древовидная. Плохо переносят неблагоприятные атмосферные условия, но могут существовать чубушник, ива белая, спирея иволистная, тополь, ель колючая. Более чувствительны к вредным примесям в воздухе — пихта, сосна обыкновенная, ясень, береза.